CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE DES ESPÈCES ACTUELLES DE ROPALOCARPACEAE.

Par Edouard BOUREAU.

La famille des Ropalocarpaceae, endémique de Madagascar, comprend deux genres vivants : *Ropalocarpus* Teijsm. et Binn. et *Dialyceras* R. Capuron. Elle fait l'objet d'une étude systématique de la part de R. CAPURON qui a séparé les deux genres.

Structures ligneuses des Ropalocarpus.

Bien que ne présentant pas de qualités pratiques particulières, les bois des diverses espèces de ce genre, non encore décrits, ont l'intérêt d'apporter un certain nombre de renseignements nouveaux, utiles si l'on veut situer la famille à sa véritable place parmi les Angiospermes dicotylédones. Dans la présente note, nous décrirons principalement le bois secondaire du *Ropalocarpus Louvelii* (A. Danguy) R. Capuron, en évaluant la signification évolutive des différents caractères.

1. — *Zones d'accroissement.*

Elles ne sont pas très apparentes. Le plan ligneux transversal est constitué par de nombreuses chaînettes parallèles de parenchyme, régulièrement espacées. En certaines zones cependant, les files cellulaires parenchymateuses sont plus resserrées, figurant ainsi la seule indication d'un développement périodique dans le bois secondaire.

2. — *Jeunes tiges.*

a) *Moelle.* — En coupe transversale, la moelle est constituée par des cellules arrondies, séparées par des méats. Les diamètres cellulaires varient de 15 µ à 50 µ ; il est plus fréquemment de 25 µ.

b) *Bois secondaire.* — Au voisinage de la moelle, le parenchyme est diffus et il ne tend à se grouper en chaînettes qu'à 1 mm de celle-ci. Pendant ce temps, les vaisseaux augmentent de calibre, leurs contours deviennent moins angulaires. Leur diamètre passe de 25 µ en moyenne auprès de la moelle, à 50 µ à 1 mm de celle-ci. Les traumatismes agissent sur le cambium en provoquant l'apparition de nombreux canaux verticaux lysigènes et parfois par l'élargisse-

ment brusque en direction tangentielle, des cellules des rayons. Cette apparition de canaux traumatiques dans la jeune tige semble en rapport avec l'émission des traces foliaires.

Au voisinage de la moelle d'un très jeune rameau, les rayons sont très nettement du type I de D. A. Kribs [1] et hétérogènes. Ils sont donc de deux sortes : *a*) de grands rayons dont la partie centrale est bisériée et étroite, avec des cellules plus hautes que larges en coupe tangentielle et d'une taille différente dans les longues parties terminales unisériées formées de cellules carrées ; *b*) des rayons entièrement unisériés, plus courts, formés de cellules comparables à celles des terminaisons des grands rayons.

Plus loin de la moelle (1 mm), dans un très jeune rameau, on observe une évolution progressive, tendant vers l'homogénéité pour les grands rayons dont les terminaisons se raccourcissent, en même temps que la partie plurisériée s'élargit et s'allonge.

c) *Tissus extérieurs au bois.* — Ils comportent, une alternance de cellules libériennes claires à parois minces, et de cellules parenchymateuses au contenu sombre, disposées en files concentriques. La partie corticale plus externe contient des faisceaux de fibres isolés et la jeune tige est limitée par un liège abondant.

d) *Sécrétions.* — Les tissus vivants parenchymateux sont fréquemment constitués par des cellules à contenu rouge sombre, notamment dans la moelle, le parenchyme libérien, les tissus ligneux vivants et surtout ceux qui ont une origine traumatique.

3. — *Bois secondaire adulte.*

A) *Vaisseaux.* — Les pores sont diffus, disposés sans ordre apparent. Ils sont presque toujours solitaires, souvent isodiamétriques, très rarement accolés par deux.

Dimensions des pores. Les pores sont de taille moyenne, leur diamètre tangentiel étant compris entre 100 et 200 μ. Les dimensions les plus fréquemment observées sont les suivantes : 200 μ × 200 μ (diamètre tangentiel × diamètre radial). Les autres vaisseaux sont généralement plus petits, le diamètre tangentiel descendant à 120 μ et le diamètre radial à 100 μ.

La paroi des vaisseaux atteint 2 μ, 5 d'épaisseur.

Abondance des pores : 3 à 4 par mm^2.

Aspect longitudinal des éléments de vaisseaux : le trajet des vaisseaux est dévié par la présence des grands rayons dans le bois adulte. Un élément de vaisseau a une longueur presque toujours égale à 400 μ, c'est-à-dire à celle d'un étage dans lequel il est régulièrement

1. Kribs D. A., 1935. — Salient lines of structural specialization in the wood rays of Dicotyledons. *Bot. Gaz.* 96 : 547-557, 1935.

placé. La cloison terminale est sensiblement horizontale. La perforation est simple.

Les ponctuations latérales des éléments de vaisseaux sont alternées. Leur nombre moyen va de 3 à 3,2 pour 100 μ^2.

B) *Parenchyme ligneux.* — Dans le plan ligneux transversal, le parenchyme est disposé en chaînettes concentriques unicellulaires, séparées par un nombre de fibres allant de 1 à 4, surtout 3. Les chaînettes concentriques observées dans un plan transversal sont au nombre de 14 par mm radial.

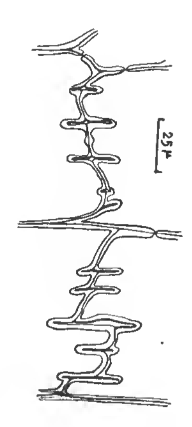


Fig. 1. — *Ropalocarpus Louvellii* (P. Danguy) R. Capuron. (Echantillon 9072 CTFT : Forêt littorale sur le sable de la côte Est de Madagascar). Portion de coupe tangentielle montrant les parois verticales des cellules de parenchyme en contact avec un élément de vaisseau. Remarquer le plissement considérable des couches primaires (et secondaires ?) sur les substances pectiques de la couche mitoyenne, particulièrement plastique.

En coupe transversale, les cellules de parenchyme sont généralement isodiamétriques (diamètre moyen : 25 μ) sauf au contact des éléments de vaisseaux où elles peuvent s'aplatir de façon vasicentrique (p. exemple 25 $\mu \times 45$ μ).

Observées dans une coupe longitudinale radiale, les cellules de parenchyme apparaissent groupées par files de 4 cellules de 100 μ et allongées verticalement. La file entière de 400 μ constitue la hauteur de l'étage du bois.

L'étagement de ce tissu disparaît parfois. En effet les files de cellules parenchymateuses se rejoignant d'un étage à l'autre, deviennent continues, masquant ainsi localement l'aspect étagé.

Les parois radiales communes à deux cellules parenchymateuses sont couvertes de ponctuations simples, circulaires, lorsqu'elles sont isolées ou quelquefois déformées, lorsqu'elles sont rapprochées les

unes des autres. Elles sont de taille inégale, disposées sans ordre sur la paroi.

Le parenchyme renferme des cristaux d'oxalate de calcium monohydrate.

Formation des replis membranaires. — La surface latérale de la paroi des cellules de parenchyme voisines des vaisseaux s'agrandit, probablement sous l'influence des substances de croissance du type auxine qui circulent dans les éléments de vaisseaux. On peut constater que le périmètre transversal des cellules parenchymateuses va quelquefois du simple au double, quand on passe des cellules sans contact avec les vaisseaux aux cellules en contact avec eux. Comme l'allongement vertical des éléments de vaisseaux n'a pas lieu dans les mêmes proportions que l'élargissement diamétral, il s'ensuit la formation de replis parenchymateux de la membrane, d'un type particulier (fig. 1).

Ces replis résultent d'un glissement des parois primaires et secondaires sur la membrane mitoyenne. Le développement n'est nullement symplastique.

C) *Rayons ligneux.* — Les rayons du bois adulte atteignent un développement important. Leur largeur est également grande.

Les rayons les plus fréquemment représentés ont les caractéristiques suivantes :

Rayon 1 :	Hauteur = 3.025 μ	Nombre de cellules : ∞
	Largeur = 250 μ	Nombre de cellules : 9
Rayon 2 :	Hauteur = 3.575 μ	Nombre de cellules : ∞
	Largeur = 250 μ	Nombre de cellules : 10
Rayon 3 :	Hauteur = 4.400 μ	Nombre de cellules : ∞
	Largeur = 275 μ	Nombre de cellules : 13

L'élongation apicale des initiales cambiales fusiformes productrices de fibres, isole souvent une partie du rayon qui se trouve ainsi fragmenté. Il en résulte des rayons plus petits qui se répartissent dans le plan ligneux, plus ou moins loin des grands rayons dont ils sont issus :

Rayon 4 :	Hauteur = 275 μ	Nombre de cellules : 11
	Largeur = 50 μ	Nombre de cellules : 2

Au cours du développement axifuge, les rayons se fragmentent de plus en plus et augmentent progressivement de taille.

Les rayons unisériés deviennent rares dans le bois adulte.

Les rayons sont du type homogènes II (classification de D. A. Kribs).

Nombre de rayons au mm : 2, quelquefois 3.

Remarque.

Au cours du vieillissement du plan ligneux, les rayons du type hétérogène I de Kribs dans le bois jeune, évoluent vers l'homogénéité avec une élimination progressive des rayons unisériés réalisant ainsi finalement le type homogène II. Ce processus évolutif est voisin de celui qui fut signalé par E. S. Barghoorn [1] dans une Icacinaceae, le *Stemonurus javanicus* Blume.

Il est à remarquer que la succession de ces structures est conforme au schéma évolutif que Kribs a basé sur l'observation d'une réduction de longueur des initiales cambiales au cours de la mégaévolution des plantes vasculaires.

D) *Fibres ligneuses.* — Dans le plan ligneux transversal, les fibres ont un contour polygonal, avec des angles vifs pratiquement dépourvus de méats. Elles peuvent être heptagonales, sont surtout hexagonales dans la partie la plus large, pour devenir pentagonales, quadrangulaires ou triangulaires dans la partie terminale. Elles sont disposées sans ordre apparent, par épaisseurs de 2 à 5 (surtout 2 et 3) entre les chaînettes de parenchyme. Elles sont couvertes de petites ponctuations aréolées à ouverture étroitement fendue, longue de 4 μ, sur toutes les faces.

La plupart des fibres sont de largeur *moyenne*, le diamètre le plus fréquent étant de 25 μ. On sait que les fibres de largeur *moyenne* se situent entre 24 μ et 40 μ.

Mensurations observées sur le plan transversal :

	1	2	3
Diamètre total maximum (D)	25 μ	25 μ	15 μ
Diamètre du lumen..........	5 μ	7 μ 5	7 μ 5
Epaisseur de la paroie (*e*)....	10 μ	8 μ 75	3 μ 75
Indice d'épaisseur $\left(\frac{e}{D}\right)$......	$\frac{10}{25}$ le plus fréquent	$\frac{35}{100}$	$\frac{1}{4}$

Les fibres ont donc une paroi *épaisse*, l'indice d'épaisseur le plus répandu étant supérieur à $\frac{1}{3}$.

E) *Formation des canaux verticaux traumatiques.* — Les canaux secréteurs verticaux traumatiques ont été observés exclusivement

1. Barghoorn E. S., 1941. — The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of Dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. *Am. J. Bot.* 28 (4) : 273-282, 1941.

dans une jeune tige de *Ropalocarpus Louvelii* et ils étaient probablement en rapport avec une émission de traces foliaires. Ils n'ont pas été observés dans les échantillons du bois adulte. Toutefois, il s'agit bien d'un caractère du genre, car le même processus a été observé dans le bois adulte d'une autre espèce indéterminée (fig. 2).

Sous l'action d'agents extérieurs traumatisants, le cambium, au lieu d'avoir le comportement habituel dans ses différenciations, forme des bandes concentriques de parenchyme secondaire plus ou moins épaisses, plus ou moins continues et qui restent indifférenciées au sein des formations ligneuses.

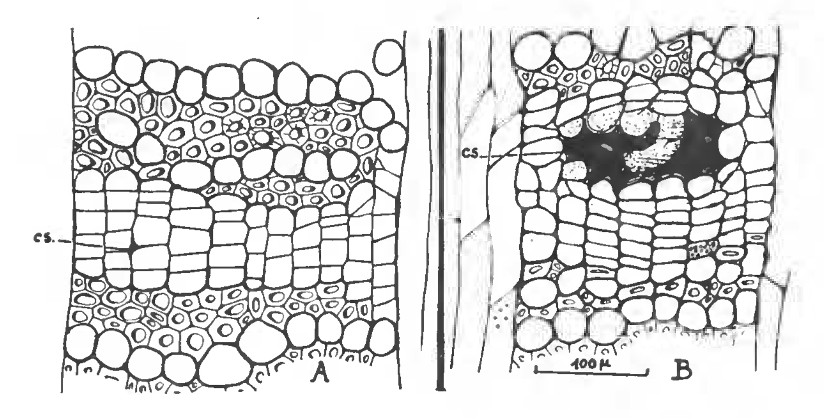


Fig. 2. — *Ropalocarpus* sp. (Echantillon 9739 CTFT : base occidentale de la Montagne d'Ambre à Madagascar). Portion de coupe transversale.
cs : canal sécréteur vertical.
A. Formation d'une large bande parenchymateuse cambiforme et apparition d'un canal secréteur vertical schizogène (cs).
B. Extension du parenchyme cambiforme pathologique par de nouveaux cloisonnements et apparition de processus lysigènes autour du canal sécréteur (cs).

Ces bandes, nettement plus développées que les chaînettes normales parenchymateuses unicellulaires, sont cambiformes. Elles sont formées de cellules quadrangulaires régulièrement disposées en files radiales. Lorsqu'elles ont atteint une épaisseur assez importante, des canaux verticaux intercellulaires schizogènes apparaissent d'abord. Puis, à la suite de processus lysigènes, les canaux traumatiques atteignent un grand développement. Les canaux contiennent une substance sombre et à leur voisinage s'observent des cellules secrétrices brun-rouge foncé, comparables à celles que l'on a observées dans la moelle des jeunes tiges.

Affinités.

1. — *Comparaison du plan ligneux transversal.*

On peut grouper les plans ligneux d'après les similitudes présentées, qu'elles soient le témoignage d'affinités réelles ou de convergences de caractères, et quelle que soit la structure de la fleur correspondante qui sert de base à la classification habituelle des espèces.

Le plan ligneux transversal adulte, caractérisé, comme dans les *Ropalocarpus*, par des chaînettes unicellulaires de parenchyme se retrouve dan un certain nombre de familles qu'on peut parfois séparer par la structure des rayons [1] définis par D. A. Kribs d'après leur aspect dans un plan tangentiel.

Familles	Rayons du bois adulte		Canaux secréteurs
	Nombre de cellules (largeur)	Types (suivant Kribs)	
Sapotaceae	(1), 2-3, (4-5)	Hétérogènes II A ; II B ; III	absents
Ebenaceae	1-2, (3-4)	Hétérogènes II B III	absents
Styracaceae	1,4 (5,6)	Hétérogènes II A, B	verticaux, traumatique
Annonaceae	(3), 4-8 (13-15)	Homogènes I, II	absents
Euphorbiaceae-Crotonoideae	1, 2, 3, (4-5)	Hétérogènes, I, II, III	radiaux ou verticaux traumatiques
Ropalocarpaceae	(2), 9-10, (13)	Homogènes II	verticaux traumatiques.

On doit considérer cet ensemble comme un groupe horizontal constituant pour chacun des phylums, sans proche parenté nécessaire, une étape de leur évolution.

Le voisinage des Styracaceae et la ressemblance des plans ligneux transversaux qui montrent pareillement des canaux secréteurs verticaux traumatiques, ne résistent pas à un examen plus approfondi. Il y a un fort hétérochronisme dans la vitesse d'évolution des différents caractères. En effet, malgré un plan ligneux transversal identique, d'autres caractères importants sont différents : la

1. Voir Ed. Boureau : Anatomie végétale. Volume III. Les Presses Universitaires de France, 1957, v. p. 625.

perforation des éléments de vaisseaux est simple dans le *Ropalocarpus* alors qu'elle est scalariforme dans les Styracaceae.

2. — *Comparaison avec le bois des Cochlospermaceae.*

Les caractères du bois secondaire dans le genre *Ropalocarpus*, doivent être comparés avec ceux des Cochlospermacées, si on tient compte des données de la fleur (R. Capuron).

Bien que relativement peu connu, le bois de *Cochlospermum* présente des caractéristiques précises. Les uncs peuvent être voisines, les autres différentes de celles des *Ropalocarpus*.

a) *Caractères comparables.*

De nombreux caractères sont strictement les mêmes : taille et mode de groupement des vaisseaux, perforations simples, disposition des ponctuations intervasculaires.

Le parenchyme est également apotrachéal. Il est pareillement disposé en files verticales de 4 cellules étagées. Les fibres sont couvertes de ponctuations aréolées.

b) *Caractères différentiels.*

Les vaisseaux du *Ropalocarpus Louvelii* sont plus rares ; les éléments de vaisseaux sont plus courts.

Les bandes apotrachéales de parenchyme ne sont pas unicellulaires, mais larges de 2 à 8 cellules dans les Cochlospermacées.

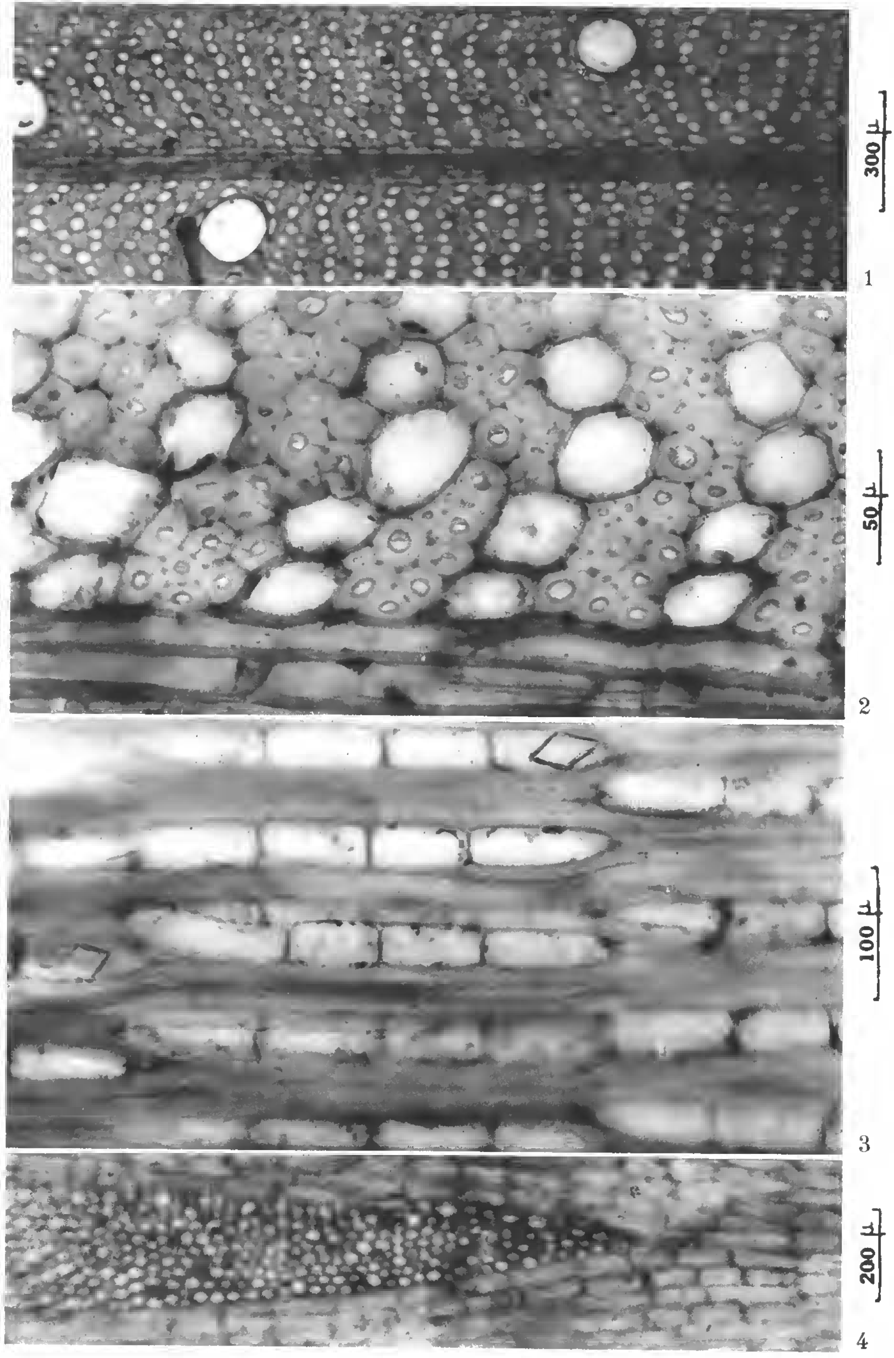
Les canaux secréteurs des Cochlospermacées sont horizontaux alors que ceux des *Ropalocarpus* sont verticaux et traumatiques. La paroi des fibres de Cochlospermacées va de « *assez mince* » à « *très mince* », alors que celles des *Ropalocarpus* sont « *épaisses* ». Les rayons sont d'une largeur comparable, mais ceux du *Ropalocarpus Louvelii* sont d'un type plus évolué (homogène II), alors que ceux du *Cochlospermum* sont hétérogènes II.

c) *Etat évolutif comparé du Cochlospermum et du Ropalocarpus.*

D'après *D. A.* Kribs [1], 1937, le parenchyme concentrique étroit du plan transversal est plus primitif que l'état concentrique large. Or ce dernier caractérise le *Cochlospermum*, ainsi que le parenchyme vertical pathologique du *Ropalocarpus*. Par rapport à ce caractère, le *Cochlospermum* présente donc un plan ligneux plus évolué que celui du *Ropalocarpus*.

Mais la hauteur d'un étage est de 400 μ dans le *Ropalocarpus* et de 600 μ dans le *Cochlospermum*. On sait que, dans une structure étagée, la hauteur d'une initiale cambiale est celle de l'étage [2].

1. Kribs D. A., 1937. — Salient lines of structural specialization in the wood parenchym of Dicotyledons. *Bull. Ferrez Bot. Club*, 64 : 177-186, 1937.
2. Ed. Boureau, 1956. — Anatomie végétale. Volume II, pp. i-vii + 335-524, fig. 177-284, pl. VIII-XII ; voir en particulier la figure 194, p. 366.



A. Barry imp. Clichés Ed. Boureau

Cela tend donc à prouver, pour cet autre caractère, que le *Cochlospermum* est plus primitif que le *Ropalocarpus.*

Il y a ainsi contradiction dans le sens d'évolution des deux caractères, ce qui montre qu'il ne peut s'agir de deux espèces étroitement apparentées. On peut affirmer que les deux genres ont des points connus pour certains aspects morphologiques, mais ils sont phylétiquement indépendants, en raison de la loi bien établie de l'irréversibilité dans la marche évolutive des caractères anatomiques du bois. Cela justifie dans une certaine mesure la séparation opérée par R. Capuron qui groupe les *Ropalocarpus* en une famille autonome de Ropalocarpacées. Cette séparation est d'ailleurs déjà justifiée si on se base sur l'orientation des canaux, verticaux dans les Ropalocarpacées, et horizontaux dans les Cochlospermacées.

Laboratoire d'Anatomie comparée des végétaux vivants et fossiles.

LÉGENDE DE LA PLANCHE

Planche I. — *Ropalocarpus Louvellii* (P. Danguy) R. Capuron (Echantillon 9072 CTFT : Forêt littorale sur le sable de la Côte Est de Madagascar.

1. Portion de coupe transversale montrant la disposition relative du parenchyme en chaînette, par rapport aux rayons et aux vaisseaux.
2. Portion de la figure précédente à un plus fort grossissement.
3. Portion de coupe radiale montrant la disposition étagée du parenchyme vertical cristallifère.
4. Portion de coupe tangentielle montrant la structure des grands rayons homogènes du plan ligneux adulte.